УДК 591.43; 591.3: 598. 816

Ю. В. Шатковский

ОКОСТЕНЕНИЕ ВИСЦЕРАЛЬНОГО СКЕЛЕТА В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ГРАЧА (CORVUS FRUGILEGUS)

Скостеніння вісцерального скелету в ембріогенезі грака (Corvus frugilegus). Шатковський Ю. В. — Вивчено динаміку скостеніння компонентів всцерального скелету ембріонів грака. Виявлено особливості скостеніння криловидної, піднебінної та передсуглобової кісток, які вирізняють грака від інших птахів.
Ключові слова: скостеніння, вісцеральний скелет, ембріогенез, грак.

Ossification of the Visceral Skeleton in Embryogenesis of the Rook (Corvus frugilegus). Shatkovskiy Yu. V. — Dynamics of ossification in a visceral skeleton components of rook embryo were examined. Ossification of pterygoid, palatine and prearticular bones was found to differ from that in other birds.
Key words: Ossification, Visceral Skeleton, Embryogenesis, Rook.

Окостенение компонентов висцерального скелета птиц исследовалось рядом авторов (Parker, 1872, цит. по Jollie, 1957; de Beer, 1937; Erdmann, 1940; Amadon, 1950 и др.).Эти исследования, как правило, фрагментарны, а полученные результаты противоречивы.

М.Т. Джолли (Jollie, 1957) изучил окостенение черепа в пренатальном и постнатальном онтогенезе курицы и некоторых других видов птиц, а также систематизировал существующую на то время информацию по данному вопросу, сделал некоторые поправки и обобщения. Однако, по нашему мнению, эта тема далеко не исчерпана. Во-первых, исследования Джолли недостаточно детальны, во-вторых, некоторые из его выводов только усугубляют уже имеющиеся противоречия.

Причины существующих разногласий относительно хода окостенения той или иной кости можно разделить на две категории. Одни из них вызваны недостаточным количеством исследованных стадий (в этом случае авторы по-разному судят об одном и том же явлении, наблюдая различные стадии его развития), другие являются следствием действительно существующих видовых особенностей онтогенеза тех или иных птиц. Отсюда следует, что только детальное изучение как можно большего числа стадий развития различных видов птиц позволит разрешить эти противоречия.

Мы стремились учесть изложенное выше при изучении окостенения компонентов висцерального скелета в эмбриогенезе грача (*Corvus frugilegus* L.).

Материал собран в Приазовском р-не Запорожской обл. Изучено 15 эмбрионов грача на разных стадиях онтогенеза (8–18 сут естественного насиживания). В исследовании были применены: метод тотального окрашивания костной (9 эмбрионов), либо хрящевой и костной (6 эмбрионов) тканей (по Simons, van Horn, 1979), а также гистологические методы с получением серийных срезов.

Результаты исследований. Висцеральный скелет (по И. И. Шмальгаузену, 1938) является производным ряда висцеральных дуг, из которых передние преобразованы в органы захватывания пищи, а остальные служат для поддержания органов дыхания. А.Ромер и Т.Парсонс утверждают, что "основными компонентами висцерального скелета являются жаберные дуги" (Ромер, Парсонс, 1992). Однако, в описании костного черепа эти авторы не выделяют висцеральной его части. И. И. Шмальгаузен, напротив, четко разграничивает осевой и висцеральный череп у различных классов позвоночных. И хотя такое разграничение представляется нам в определенной степени условным, при рассмотрении окостенения костей составляющих

висцеральный скелет птиц мы будем придерживаться схемы И.И.Шмальгаузена. По этой схеме висцеральный череп птиц составляют следующие покровные кости: предчелюстная (os premaxillare), челюстная (os maxillare), небная (os palatinum), крыловидная (os pterygoideum), зубная (os dentale), пластинчатая (os spleniale), угловая (os angulare), надугловая (os supraangulare), предсочленовная (os prearticulare), а также замещающие: квадратная (os quadratum) и сочленовная (os articulare). К висцеральному скелету также относится подъязычный аппарат и слуховая косточка (os columella).

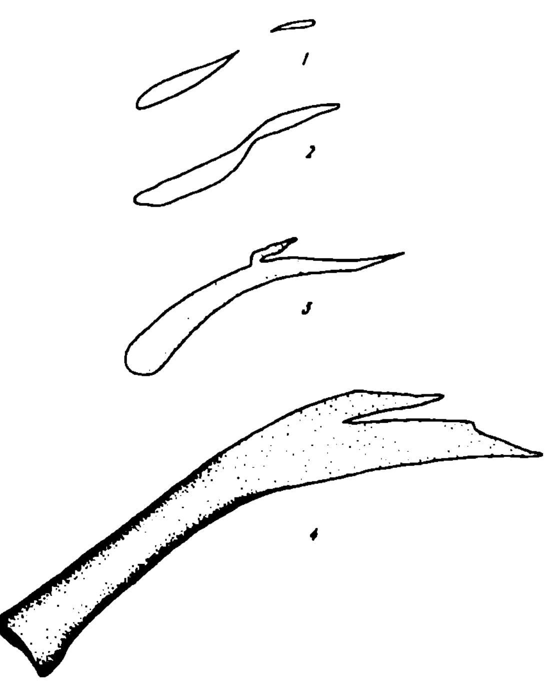


Рис. 1. Окостенение крыловидной кости: *1* — начало 10-го дня инкубации; *2* — конец 10-го дня инкубации; *3* — 12-й день инкубации; *4* — 18-й день инкубации. (Увелич. 30 раз).

Fig. 1. Ossification of the pterygoid bone: *1* — 10-th day of incubation, beginning; *2* — 10th day of incubation, end; *3* — 12th day of incubation; *4* — 18th day of incubation (magnification 30×).

Предчелюстная кость возникает из двух симметричных центров на переднем конце надклювья на 10-е сут насиживания. Слияние между центрами происходит на 12-е сут. В процессе развития предчелюстная кость распространяется назад в виде лобных, небных и челюстных пар отростков. К моменту вылупления почти сформированная предчелюстная кость примыкает к целому ряду костей, но не срастается с ними.

Челюстная кость появляется на 10-е сут. На 12-е сут инкубации ее скуловой отросток достигает уровня квадратно-скуловой кости (os quadratojugale) и продолжается аборально латеральнее последней. В это же время челюстной отросток предчелюстной кости заходит на латеральную поверхность челюстной кости. На 15-е сут инкубации челюстная кость вклинивается между предчелюстной и носовой костями (os nasale), с одной стороны, и небной костью, с другой. До момента вылупления челюстная кость не срастается с соседними костями.

Небная кость возникает в начале 10-х сут. Первым окостеневает предчелюстной отросток (pr. premaxillaris), затем крыловидный отросток (pr. pterygoideus) и последним хоанорострaльный отросток (pr. choanalis rostralis). К концу 10-го дня наблюдается 3 центра окостенения в едином мезенхимном зачатке (рис. 2). На 11-е сут все три центра окостенения небной кости сливаются. К моменту вылупления небная кость почти сформирована, но обособлена от других костей. Хрящевая часть небной кости окостеневает после вылупления.

Крыловидная кость появляется на 9-е сут. Она формируется из двух вытянутых центров окостенения, возможно в пределах одного мезенхимного зачатка (рис. 1). К концу 10-х сут оба центра сливаются между собой. В месте их слияния, на 13-е сут, возникает маленький отросток. Этот отросток ин-

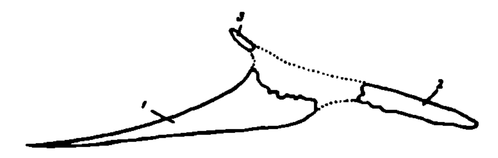


Рис. 2. Окостенение небной кости. 10-е сутки инкубации: *1* — предчелюстной отросток; *2* — крыловидный отросток; *3* — хоаноростральный отросток. (Увелич. 30 раз).

Fig. 2. Ossification of the palatine bone (10th day of incubation): *1* — processus premaxillaris; *2* — processus pterygoideus; *3* — processus choanalis rostralis (magnification 30×).



Рис. 3. Окостенение угловой (*1*) и предсочленовной (*2*) костей. 11-е сутки инкубации. (Увелич. 30 раз).

Fig. 3. Ossification of the angular and prearticular bones (11th day of incubation) (magnification 30×).

тенсивно увеличивается в размерах, и к моменту вылупления крыловидная кость как бы раздваивает-ся на антеромедиальном конце (рис.1). Зубная кость начинает окостеневать на 10-е сут латерально от меккелева хряща. Количество центров оссификации этой кости трудно определить, хотя вероятнее всего он один. К моменту вылупления на аборальном конце кость раздвоена на дорсальный (pr. dorsalis) и вентральный (pr. ventralis) отростки (рис. 4).

Пластинчатая кость окостеневает на медиальной поверхности меккелева хряща на 11-е сут инкубации. Окостенение расположено между зачатками угловой, зубной и предчелюстной костей (рис. 4).

Угловая кость возникает на 10-е сут как палочкообразное окостенение на вентральной поверхности меккелева хряща, непосредственно под надугловой костью.

Надугловая кость начинает окостеневать на 9-е сут на латеральной поверхности меккелева хряща, оральнее его сочленения с квадратной костью.

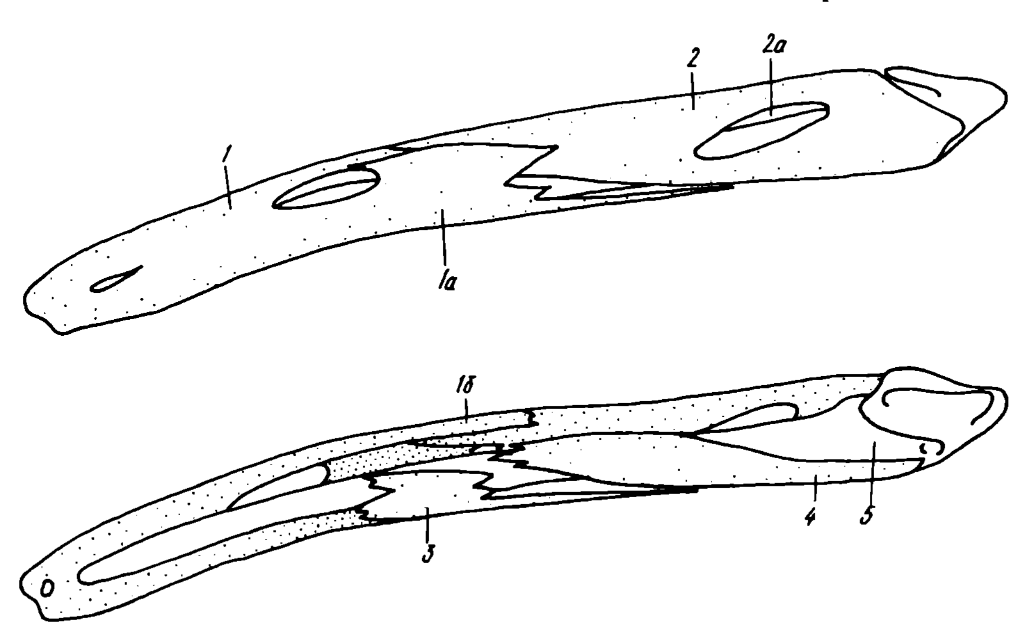


Рис. 4. Окостенение нижней челюсти. 17-е сутки инкубации: *1* — зубная кость: (*а* — дорсальный отросток, *б* — вентральный отросток); *2* — надугловая кость: (*а* — заднее мандибулярное отверстие); *3* — пластинчатая кость; *4* — предчелюстная кость; *5* — меккелев хрящ (Увелич. 30 раз).

Fig. 4. Ossification of the mandible (17th day of incubation): *1* — dental bone (*a* — processus dorsalis, *б* — processus ventralis); *2* — supraangular bone (*a* — fenestra mandibulae caudalis); *3* — spleniale bone; *4* — prearticular bone; *5* — Meckel's cartilage (magnification 30×).

К концу 10-го дня инкубации, быстро распространяющееся окостенение, со всех сторон охватывает заднее мандибулярное отверстие (fenestra mandibularis posterior). К 12-му дню надугловая кость вклинивается между двух отростков зубной кости.

Предсочленовная кость появляется на 11-е сут из двух центров окостенения (рис. 3) на вентральной поверхности меккелева хряща. К 12-м сут оба центра окостенения этой кости сливаются. В ходе развития окостенение распространяется на медиальную сторону меккелева хряща.

Оссификация квадратной кости начинается незадолго до вылупления на 17-е сут насиживания. Перихондральное окостенение начинается в виде манжетки, охватывающей основание ушного отростка квадратного хряща (квадратной части небно-квадратного хряща).

Оссификация сочленовной кости в течение эмбрионального периода развития не наблюдается.

В подъязычном аппарате к моменту вылупления частично окостеневает только рожково-жаберный элемент (ceratobranchiale). Интересно, что окостеневать он начинает довольно рано — на 10-е сут инкубации.

Слуховая косточка окостеневает после вылупления.

В результате проведенных исследований нами было установлено, что процесс окостенения компонентов, составляющих висцеральный скелет грача, в общем сходен с таковым у других видов птиц. Особенности окостенения отмечены для крыловидной, небной и предсочленовной костей.

Крыловидная кость. У голубя, ястреба, малиновки и других воробьиных крыловидная кость образуется из одного зачатка (Jollie, 1957). В ходе окостенения передняя его часть (anteropterygoid) срастается с небной костью и образует сустав с задней частью (posteropterygoid, по терминологии Jollie, 1957). У некоторых певчих птиц сустав между двумя частями крыловидной кости не образуется, но передняя часть срастается с небной костью (Amadon, 1950).

У грача, как и у цыпленка (и вероятно у большинства неогнат), крыловидная кость возникает из двух центров окостенения, между которыми не происходит образования сустава. Напротив, вскоре после их появления центры окостенения сливаются. В области слияния зачатков на 13-й день инкубации образуется отросток (рис. 1). Передняя часть крыловидной кости не срастается с небной костью.

Как уже было упомянуто, небная кость развивается независимо от крыловидной. У грача нами отмечено три центра окостенения небной кости в пределах одного мезенхимного зачатка (рис. 2). Окостенение начинается в отростках и распространяется к центру. Предсочленовная кость грача формируется из двух центров окостенения на вентральной стороне меккелева хряща (рис. 3). Такое количество центров оссификации для небной и предсочленовной костей отмечено нами впервые.

Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. — М.: Мир, 1992. — Т.1. — 357 с.

Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии. — М.: Учпедгиз, 1938. — 488 с.

Amadon D. The Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepaniidae) // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1950. — **95**. — P. 151–262.

De Beer G.R. The development of the vertebrate skull. — Oxford : Univ. Press, 1937. — 552 p.

Erdmann K. Zur Entwicklungeschichte der Knochen im Schadel des Huhnes bis zum Zeitpunkt des Ausschlupfens aus dem Ei. // Zeits. Morph. Okol. — 1940. — **30**. — S. 315–400.

Jollie M. T. The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds / / J. of Morphology. — 1957. — **100**, N 3. — P. 389–436.

Simons E. V., van Horn J. R. A new procedure for whole-mount alcian blue steining of the cartilaginous skeleton of chicken embryos, adapted to the clearing procedure in potassium hydroxide // Control mechanisms of skull morphogenesis. — Djogjakarta, 1979. — P. 281–292.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 15.01.96